

DIVERSIDAD DE PLANTAS TREPADORAS Y EPÍFITAS VASCULARES EN UN PAISAJE AGROFORESTAL DEL SUR DE CHILE: UNA COMPARACIÓN ENTRE FRAGMENTOS DE BOSQUE NATIVO

JIMMY PINCHEIRA-ULBRICH^{1,2}, JAIME R RAU³ y CECILIA SMITH-RAMÍREZ⁴

Summary: Vascular epiphytes and climbing plants diversity in an agroforestral landscape in southern Chile: a comparison among native forest fragments. We compared the diversity of vines and vascular epiphytes among an evergreen forest fragment (*Laureliopsis philippiana* y *Eucryphia cordifolia*) and four fragments of secondary forest dominated for *Nothofagus obliqua* in an agro-forestry matrix landscape localized in the coastal range of Osorno, in Chile. Based on a sampling transects with ground-based observations, we obtained the species richness, floristic composition, frequency of occurrence (*fo*) and forest structure. The results showed that: (1) the richness was higher in the evergreen forest (19 species) and decreased in the fragments of *N. obliqua* (16 to 10 species), (2) the Hymenophyllaceae family (epiphytes) was the most diverse group (10 species), and presented more *fo* in the evergreen fragment, (3) vines increased their *fo* in the fragments of *N. obliqua*, (4) four and five species were found only in evergreen forest and *N. obliqua*, respectively, (5) floristic similarity ranged between 38% and 75%, (6) the state of forest development varied among forest communities. We conclude that changes in species diversity occur as a result of changes in forest structure.

Key words: Temperate rain forest, fragmented landscape, beta diversity, *Hymenophyllum*, habitat structure, succession ecology.

Resumen: Se comparó la diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares entre un fragmento de bosque siempreverde (*Laureliopsis philippiana* y *Eucryphia cordifolia*) y cuatro fragmentos de bosque secundario dominados por *Nothofagus obliqua* en una matriz agroforestal en la precordillera costera de la provincia de Osorno (Chile). Sobre la base de un muestreo por transectos con observaciones desde la base del suelo, se obtuvo la riqueza de especies, la composición florística, la frecuencia de ocurrencia (*fo*) y parámetros estructurales del bosque. Los resultados mostraron que: (1) la riqueza fue mayor en el fragmento siempreverde (19 especies) y decreció en los fragmentos de *N. obliqua* (16 a 10 especies), (3) la familia Hymenophyllaceae (epífitas) fue el grupo más diverso (10 especies), y con mayor *fo* en el fragmento siempreverde, (4) las trepadoras incrementaron su *fo* en los fragmentos de *N. obliqua*, (5) cuatro y cinco especies sólo se encontraron en el bosque siempreverde y *N. obliqua*, respectivamente, (6) la similitud florística varió entre 38 % y 75 % entre fragmentos, (7) el estado de desarrollo del bosque fue desigual entre las comunidades forestales. Se concluye que los cambios de diversidad de las especies ocurren por efecto de los cambios en la estructura del bosque.

Palabras clave: Bosques templados, paisaje fragmentado, diversidad beta, *Hymenophyllum*, estructura del hábitat, sucesión ecológica.

¹ Autor de correspondencia: Universidad Católica de Temuco, Facultad de Recursos Naturales, Escuela de Ciencias Ambientales, Laboratorio de Planificación Territorial, Casilla 15-D, Rudecindo Ortega 02950, tel.: 56-45-205469, Temuco, Chile, jpincheira@uct.cl

² Programa de Doctorado en Sistemática y Biodiversidad. Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Casilla 160-C, Concepción, Chile.

³ Universidad de Los Lagos, Dpto. de Ciencias Básicas y Programa IBAM, Laboratorio de Ecología, casilla 933, Osorno, Chile.

⁴ Universidad de Chile, Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago, Chile y Pontificia Universidad Católica de Chile, Facultad de Ciencias, Dpto. de Ecología (CASEB), Casilla 114-D, Santiago, Chile.

INTRODUCCIÓN

Las plantas trepadoras y las epífitas vasculares representan formas de vida que han adaptado su fisiología y morfología para aprovechar la luz. Su particularidad radica en que normalmente necesitan de otras plantas que les sirven de apoyo o soporte (forófitos). Sin embargo, también es posible observarlas sobre sustratos inorgánicos, tales como muros, rocas y estructuras hechas por el hombre (Benzing, 1990; Strasburger *et al.*, 1994). Las epífitas vasculares se desarrollan principalmente sobre otras plantas durante toda su vida, sin conexión con el suelo (Benzing, 1990) mientras que las plantas trepadoras, a diferencia de las epífitas, mantienen siempre conexión con el suelo, logrando el ascenso gracias a estructuras especializadas como zarcillos y raíces caulógenas (Strasburger *et al.*, 1994).

Tanto plantas trepadoras como epífitas vasculares se encuentran distribuidas ampliamente en todas las regiones boscosas del mundo (Benzing, 1990; Schnitzer & Bongers, 2002; Putz & Mooney, 2009). Sin embargo, han sido más estudiadas en regiones tropicales, donde logran su mayor diversidad (Nabe-Nielsen, 2001; Phillips *et al.*, 2002; Kreft *et al.*, 2004; Kokou & Caballé, 2005; Schnitzer, 2005; Londre & Schnitzer, 2006; Benavides *et al.*, 2006; Werner & Gradstein, 2008; Aguirre *et al.*, 2010; Balcázar-Vargas *et al.*, 2012). Muchas de estas investigaciones han cuantificado la diversidad en bosques primarios o dentro de un único tipo de hábitat (diversidad alfa), siendo menos frecuentes los estudios que han evaluado los cambios de diversidad entre hábitats (diversidad beta) (Arévalo & Betancur, 2004; Burnham, 2004; Cardelús *et al.*, 2006; Köster *et al.*, 2009). La evidencia muestra que la estructura del hábitat afecta a los patrones de distribución de ambos grupos de plantas (Baars *et al.*, 1998; Dewalt *et al.*, 2000; Barthlott *et al.*, 2001; Arévalo & Betancur, 2004). Por tanto, es esperable encontrar niveles diferenciados de biodiversidad entre distintos tipos bosque, lo que respondería a las diferencias en la disponibilidad de recursos, que finalmente afectarían la complejidad de la comunidad ecológica (Bierregaard *et al.*, 1992; Hobbs & Huenneke, 1992; Echeverría *et al.*, 2006 y 2007; Jaña-Prado *et al.*, 2006).

En bosques templados de América del Sur, las

plantas trepadoras y epífitas vasculares forman parte de la flora característica de la vegetación de Chile y Argentina, constituyéndose en un elemento estructural de particular belleza y endemismo (Arroyo *et al.*, 1996). Sin embargo, aún son un grupo poco estudiado, que ha recibido un renovado interés de la comunidad científica para explicar sus patrones de distribución y abundancia (Pincheira-Ulbrich, 2011). Al respecto, si bien se ha efectuado un avance notable en el conocimiento de la ecología de estas plantas, especialmente en bosques primarios (Clement *et al.*, 2001; Muñoz *et al.*, 2003; Woda *et al.*, 2006; Jiménez-Castillo *et al.*, 2007; San Martín *et al.*, 2008; Parra *et al.*, 2009; Díaz *et al.*, 2010; Gianoli *et al.*, 2010; Reyes *et al.*, 2010), no se conoce completamente cuáles son los patrones de distribución y abundancia en paisajes fragmentados (Pincheira-Ulbrich, 2011). En estos ecosistemas, la atención de los estudios ha estado puesta principalmente en las especies arbóreas (Grez *et al.*, 1998; Echeverría *et al.*, 2006, 2007; Rau *et al.*, 2006; Simonetti *et al.*, 2006; Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2009), siendo escasas las investigaciones que analicen el recambio de especies entre hábitats (pero ver Godoy *et al.*, 1981; Woda *et al.*, 2006; Gianoli *et al.*, 2010).

Considerando las diferencias de estructura que presentan los distintos ecosistemas boscosos (Donoso, 1993) y la estrecha relación entre estos ecosistemas y la diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares, se esperaría que ambos grupos de plantas presenten patrones de distribución diferenciados entre hábitats. Para probar esta hipótesis, el objetivo de este estudio fue comparar la riqueza, composición florística y frecuencia de ocurrencia de plantas trepadoras y epífitas vasculares entre un fragmento de bosque siempreverde (principalmente compuesto por *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde y *Eucryphia cordifolia* Cav) y cuatro fragmentos de bosque secundario dominados por *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., dentro de una matriz agroforestal localizada en un área de distribución costera de los bosques templados de Chile. La investigación pretende poner en evidencia los cambios de diversidad beta entre los distintos tipos de hábitats, de modo de contribuir con información de base para orientar las medidas de conservación de este grupo de plantas a escala geográfica local.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

Este estudio se realizó en el predio Los Riscos de la empresa Forestal Anchile Ltda. El sitio tiene una superficie de 2.646 ha, y se ubica geográficamente entre los 40°51'59" S y 73° 33'01" O y los 40° 55'13" S y 73° 25'19" O, aproximadamente a 65 km al suroeste de la ciudad de Osorno, en la comuna de Purranque, región de Los Lagos, Chile (Fig. 1). Se sitúa en un área de transición entre la Depresión Intermedia y la Cordillera de la Costa (precordillera), con una topografía ondulada que varía entre 220 y 310 m.s.n.m. (vertiente oriental de la Cordillera de la Costa). El paisaje se caracteriza por presentar fragmentos de bosque nativo del tipo forestal siempreverde (bosque maduro) y bosques secundarios del tipo Roble-Raulí-Coihue, principalmente compuestos por *Nothofagus obliqua*; ambos tipos de bosque están insertos dentro de una matriz silvoagropecuaria dominada por plantaciones forestales de *Eucalyptus spp.* (con edades que fluctúan entre 1 y 18 años) (Pincheira-Ulbrich *et al.* 2008). El bosque nativo sólo cubre una superficie de 667 ha mientras que las plantaciones representan una superficie de 1.543 ha. El tipo forestal Roble-Raulí-Coihue se distribuye en 34 fragmentos mientras que apenas solo tres corresponden a bosque del tipo siempreverde.

El bioclima predominante es templado

hiperoceánico, correspondiente al piso mesotemplado húmedo (Luebert y Plissock, 2005) con influencia mediterránea (di Castri & Hajek, 1976). La estación meteorológica de Purranque presenta valores de precipitación anual de 1.542 mm y una temperatura media anual de 10,9° C (Luebert & Plissock, 2005).

Selección de los fragmentos

La selección de los fragmentos de bosque nativo se efectuó sobre la base del trabajo de Pincheira-Ulbrich *et al.*, (2008), en donde se muestrea la diversidad de árboles y arbustos en 10 fragmentos. De este modo se seleccionó en forma dirigida el fragmento de bosque siempreverde de mayor tamaño (55 ha), compuestos principalmente por *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde y *Eucryphia cordifolia* Cav, y cuatro fragmentos de bosque secundario dominados por *Nothofagus obliqua* (12 ha, 6 ha, 1,6 ha y 0,6 ha) (Fig. 1).

Muestreo de trepadoras y epífitas vasculares

Se caracterizó la diversidad de trepadoras y epífitas vasculares utilizando un transecto orientado hacia el eje más largo de los fragmentos seleccionados. Sobre cada transecto se establecieron cuadrantes de 25 m² (5 x 5 m), separados entre sí por cinco metros. En cada cuadrante se registró la identidad taxonómica de las especies de plantas trepadoras y epífitas vasculares presentes en

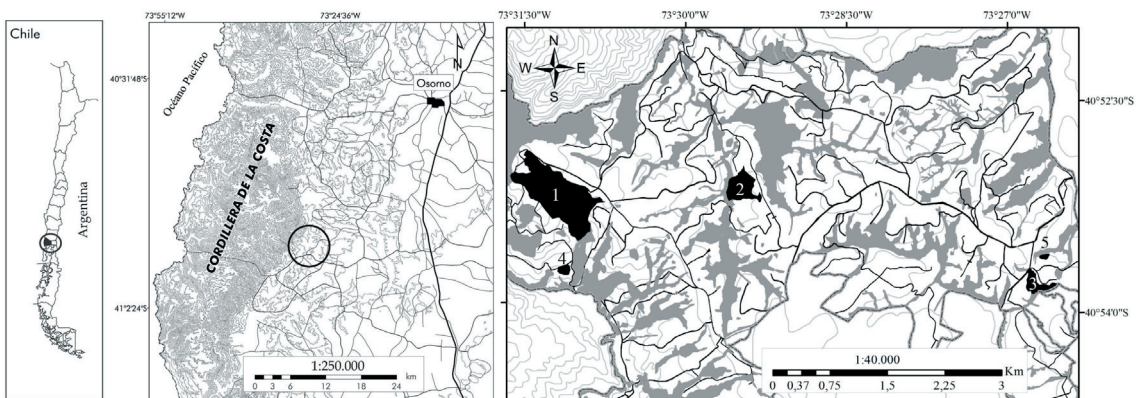


Fig. 1. Fragmentos de bosque nativo muestreados al interior del predio Los Riscos. 1 = bosque siempreverde. 2, 3, 4 y 5 = bosques secundarios dominados por *Nothofagus obliqua*, Áreas sin color dentro del predio corresponden a plantaciones forestales de *Eucalyptus spp.*, áreas en color gris incluye vegetación de protección y matorral nativo en distintos estados de sucesión. Las líneas en color negro representan caminos.

todos los árboles, desde la base del tronco hasta 2,5 m de altura, e igualmente se registraron las especies en los troncos en descomposición sobre el suelo y tocones. Sólo los árboles en pie vivos y muertos que sostenían a una o varias especies de plantas trepadoras y/o epífitas vasculares se denominaron forófitos, mientras que los árboles que no presentaban las especies fueron clasificados como no forófitos (Tabla 1). Los árboles incluidos en el muestreo fueron todos aquellos con un mínimo de 5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP, aproximadamente 1,3 m sobre el suelo).

El transecto en el fragmento siempreverde se ubicó aproximadamente a 100 m hacia el interior del bosque con el objetivo de minimizar el efecto de borde (Murcia, 1995). Igualmente, en los fragmentos de *Nothofagus obliqua* de 12 ha, 6 ha y 1,6 ha, el transecto se inició a 20 m del borde, mientras que en el fragmento de 0,6 ha esta distancia fue de 10 metros. El número de cuadrantes por transecto fue de 10 para los fragmentos más pequeños de 1,6 y 0,6 ha, 21 cuadrantes para el fragmento de 6 ha, 23 cuadrantes para el fragmento

de 12 ha y 31 cuadrantes para el fragmento de bosque siempreverde.

Debido a que el esfuerzo de muestreo fue desigual en todos los fragmentos, puesto que ellos fueron de distintos tamaños, se confeccionó una curva de acumulación de especies, con el 95 % de confianza para los intervalos de acumulación de especies por número de cuadrantes muestreados (Colwell *et al.*, 2004), usando el programa estadístico EstimateS versión 8.2 (Colwell, 2006).

Estructura del bosque

La estructura del bosque se representó mediante tres parámetros que permiten aproximarse a la ocupación del espacio, lo cual facilita el análisis del estado de desarrollo del bosque (e.g., Prodan *et al.*, 1997; Aravena *et al.*, 2002; Echeverría *et al.*, 2007): (1) el diámetro medio cuadrático (DMC), el cual representa el diámetro en cm equivalente al árbol de área basal media, (2) el área basal (m²), que representa la superficie ocupada por la sección del diámetro de los troncos medidos a nivel del DAP, y (3) la distribución de las clases de diámetros (cm)

Tabla 1. Resumen del muestreo de trepadoras y epífitas vasculares (TYEV) en cinco fragmentos de bosque nativo insertos en una matriz agroforestal en el sur de Chile. S = bosque siempreverde, N = bosque secundario dominado por *Nothofagus obliqua*, DE = Desviación estándar.

Variable	Tipo de bosque				
	S (55 ha)	N (12 ha)	N (6 ha)	N (1,6 ha)	N (0,6 ha)
Largo del transecto (m)	310	230	210	100	100
Número de cuadrantes	31	23	21	10	10
Superficie muestreada (m ²)	775	575	525	250	250
Total de árboles muestreados	120	108	133	49	49
Forófitos					
Árboles en pie vivos	102	97	112	46	35
Árboles en pie muertos	2	5	1	0	0
No forófitos	16	6	20	3	14
% de árboles con TYEV	86,70%	94,40%	84,90%	93,88%	71,43%
Troncos en descomposición	6	2	6	0	2
Tocones	2	4	1	3	0
% sustrato en descomposición con TYEV	100%	100%	100%	100%	100%
Prom. spp. TYEV sobre un forófito ± DE	3 ± 2	3 ± 1	2 ± 1	3 ± 1	2 ± 1
Rango de spp. de TYEV sobre un forófito	1-8	1-7	1-5	1-5	1-3
Rango de spp. epífitas sobre un forófito	1-6	1-5	1-5	1-3	1-2
Rango de spp. trepadoras sobre un forófito	1-5	1-4	1-3	1-4	1-3

por hectárea de los árboles, expresada en clases de DAP. La clasificación de la estructura del bosque siguió los criterios de Vita (1978) y Donoso (1993).

Riqueza de especies, frecuencia de ocurrencia y similitud florística

La riqueza o número de especies se obtuvo mediante el conteo de las especies de trepadoras y epífitas vasculares por fragmento de bosque, lo que corresponde a una medida simple de diversidad alfa (Brower *et al.*, 1990). La composición florística se representó por la presencia de ambos grupos de plantas en el conjunto de fragmentos, descripción que incluyó la familia botánica y el tipo de dispersión de las especies, de acuerdo a los trabajos de Armesto & Rozzi (1989), Page (2002), Figueroa (2003) y Metcalfe (2005).

La diversidad entre fragmentos (diversidad beta), se analizó sobre la base de la frecuencia de ocurrencia y la similitud florística. La frecuencia de ocurrencia (f_o), definida como la proporción de sustratos de crecimiento muestreados con presencia de trepadoras o epífitas (Muñoz *et al.*, 2003), se calculó como la sumatoria del número de forófitos (árboles en pie vivos y muertos), troncos en descomposición y tocones que sostenían como mínimo una especie cualquiera de planta trepadora o epífita vascular (ni) con respecto a la sumatoria total de presencias y ausencias de las especies en estos cuatro sustratos en un fragmento dado (Ni). Los resultados de la f_o varían desde 0 a 1, y fueron expresados en porcentaje.

La similitud florística de las especies de plantas trepadoras y epífitas vasculares entre los fragmentos se calculó a través del índice de Jaccard (Brower *et al.*, 1990). La expresión gráfica de los resultados obtenidos por el índice de Jaccard se presentó en un dendrograma de similitud florística construido para una mínima distancia entre fragmentos (*single link*) con el programa BioDiversity Pro 2.0 (McAleece *et al.*, 1997).

La identificación de las epífitas siguió los criterios establecidos en las publicaciones de Güncel (1983), Marticorena & Rodríguez (1995), y Rodríguez *et al.* (2009), mientras que la identificación de plantas trepadoras se basó en Martínez (1985) y Marticorena *et al.* (2010). La nomenclatura de las especies arbóreas y trepadoras se basó en The International Plant Names Index (2008), mientras que la nomenclatura de las especies epífitas siguió a Marticorena & Rodríguez (1995).

RESULTADOS

La curva de acumulación de especies de trepadoras y epífitas vasculares (en conjunto) tendió a una asíntota en todos los fragmentos, sin embargo ésta no fue tan definida en el fragmento de 1,6 ha (Fig. 2). Esta situación puede explicarse por el reducido tamaño de su superficie que impidió en el campo el aumento del número de cuadrantes sobre el transecto, por lo cual no fue posible alcanzar dicha asíntota. Considerando esta situación, los resultados sugieren que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar la riqueza de especies en todos los fragmentos.

En el conjunto de cuadrantes de todos los fragmentos se muestrearon 459 árboles en total, de ellos 400 (87 %) fueron forófitos, cifra que incluye ocho árboles muertos en pie (1,7 %). Por su parte, 59 árboles (13 %) no presentaron plantas trepadoras ni epífitas vasculares (no forófitos) (Tabla 1). El sustrato en descomposición sobre el suelo incluyó 26 restos de árboles, de los cuales 16 fueron troncos en descomposición y 10 tocones. Sobre estos sustratos, se presentaron al menos una especie de planta trepadora o epífita vascular, lo que implicó un 100 % de presencia de estas especies. En general, entre el 71 % y el 94 % de todos los árboles muestreados en el conjunto de fragmentos presentaron al menos

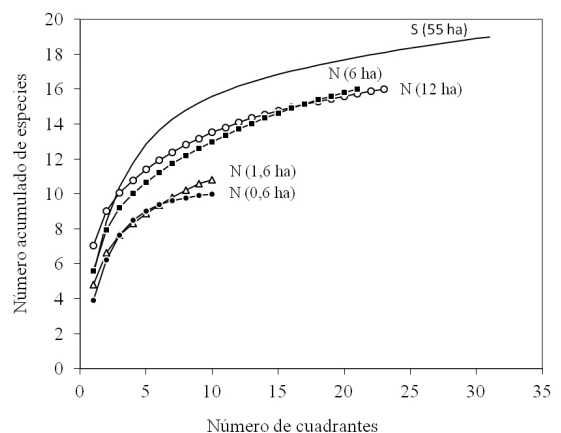


Fig. 2. Curvas de acumulación de especies (plantas trepadoras y epífitas vasculares) en cinco fragmentos de bosque nativo insertos en una matriz agroforestal en el sur de Chile. S = bosque siempreverde, N = bosque secundario dominado por *Nothofagus obliqua*.

una especie de planta trepadora o epífita vascular, y tanto plantas trepadoras como epífitas pudieron observarse en un mismo forófito en un rango de una hasta ocho especies, como ocurrió en el fragmento siempreverde (Tabla 1).

Estructura del bosque

El bosque siempreverde se encontró en un estado fustal a fustal viejo, con varios estratos. Se caracterizó por una estructura amplia de edades con distribución multimodal y ausencia de algunas clases de diámetros sobre los 50 cm. Esto ocurre por efecto de antiguas talas selectivas y la caída de árboles viejos, que permite la apertura del dosel y la regeneración de especies tolerantes a la sombra. El DMC fue de 45 cm y el área basal igual a 171 m²/ha, valor que se concentró en los árboles de grandes diámetros (Fig. 3). El estrato de árboles jóvenes (clases 7,5 y 12,5 cm de diámetro) estuvo compuesto por especies tolerantes a la sombra como *Gevuina avellana* Molina, *Myrceugenia planipes* O. Berg, *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde y *Eucryphia cordifolia* Cav., mientras que el dosel estuvo compuesto principalmente por *Laureliopsis philippiana* y *Eucryphia cordifolia*, con algunos ejemplares en el estrato emergente que superaron los 100 cm de diámetro (Fig. 3).

Los cuatro fragmentos de bosque secundario se encontraron en un estado de latizal a fustal delgado, con un dosel compuesto casi en su totalidad por *Nothofagus obliqua*; sin embargo, se presentaron algunas diferencias en su estructura. El DMC varió entre 20 y 21 cm para los fragmentos de 12 ha, 6 ha y 0,6 ha, mientras que para el fragmento de 1,6 ha el DMC fue igual a 28 cm. Por su parte, el área basal varió entre 63 y 65 m²/ha en los fragmentos de 12 ha y 0,6 ha, mientras que para el fragmento de 6 ha y 1,6 ha fue de 78 m²/ha y 84 m²/ha, respectivamente. La distribución de clases de diámetro fue asimétrica y notablemente más estrecha que en el bosque siempreverde, con escasos ejemplares sobre los 50 cm de diámetro y un gran número de árboles jóvenes (clases 7,5 y 12,5 cm de diámetro). Este estrato estuvo compuesto por especies intolerantes a la sombra tales como *Aristotelia chilensis* Stuntz, *Rhaphithamnus spinosus* (Juss.) Moldenke, *Nothofagus obliqua*, y escasos individuos de *Eucryphia cordifolia*. En los fragmentos de 12 ha, 6 ha y 0,6 ha aparece *Persea lingue* Nees y *Aextoxicon punctatum* Ruiz et Pav., y con cierta importancia *Luma apiculata* (DC.) Burret en los fragmentos de 0,6 y 6 ha. En este

último fragmento se encuentra además *Laurelia sempervirens* (R. et P.) Tul. Estos bosques también fueron afectados por la tala selectiva, la cual queda en evidencia por la ausencia de algunas clases de diámetro (Fig. 3).

Las comunidades aquí estudiadas corresponden a dos situaciones de bosque nativo diferentes en su estructura etárea y estado de sucesión ecológica. Por un lado el bosque secundario de *Nothofagus obliqua* forma parte del tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe (o asociación Roble-Laurel-Lingue), y por otro lado, el bosque compuesto por *Laureliopsis philippiana* y *Eucryphia cordifolia* es afín con el tipo forestal siempreverde.

Composición florística y riqueza de trepadoras y epífitas vasculares

Se registraron 24 especies de trepadoras y epífitas vasculares en 12 familias en el conjunto de fragmentos, de estas especies nueve fueron plantas trepadoras y 15 epífitas vasculares (Tabla 2).

Las plantas trepadoras estuvieron representadas por nueve familias (Araliaceae, Apocynaceae, Dioscoreaceae, Gesneriaceae, Hydrangeaceae, Lardizabalaceae, Luzuriagaceae, Philesiaceae y Vitaceae), mientras que las epífitas vasculares sólo por cinco familias. De estas últimas, la familia de helechos película, Hymenophyllaceae, fue la más frecuente (10 especies), lo que equivalió al 67 % de las epífitas y al 42 % del total de especies. En orden de frecuencia decreciente siguieron la familia Aspleniaceae (*Asplenium dareoides* Desv. y *Asplenium trilobum* Cav.), Araliaceae (*Pseudopanax laetevirens* (Gay) Franch.) y la familia Polypodiaceae (*Polypodium feuillei* Bertero) (Tabla 2). Fue posible notar que *Pseudopanax laetevirens* se comportó tanto como forófito y epífita, característica particular que no se observó en otras especies. Sin embargo, fue más frecuente observarla con forma de crecimiento arbórea.

Se advirtió la presencia de cuatro especies encontradas únicamente en el bosque siempreverde: *Hydrangea serratifolia* F. Phil., *Hymenophyllum tortuosum* Hook. et Grev., *Pseudopanax laetevirens* y *Sarmienta scandens* Pers. Por su parte, cinco especies fueron registradas únicamente en los fragmentos de bosque secundario dominados por *Nothofagus obliqua*: *Asplenium trilobum* Cav., *Dioscorea brachybotrya* Poepp., *Hedera helix*

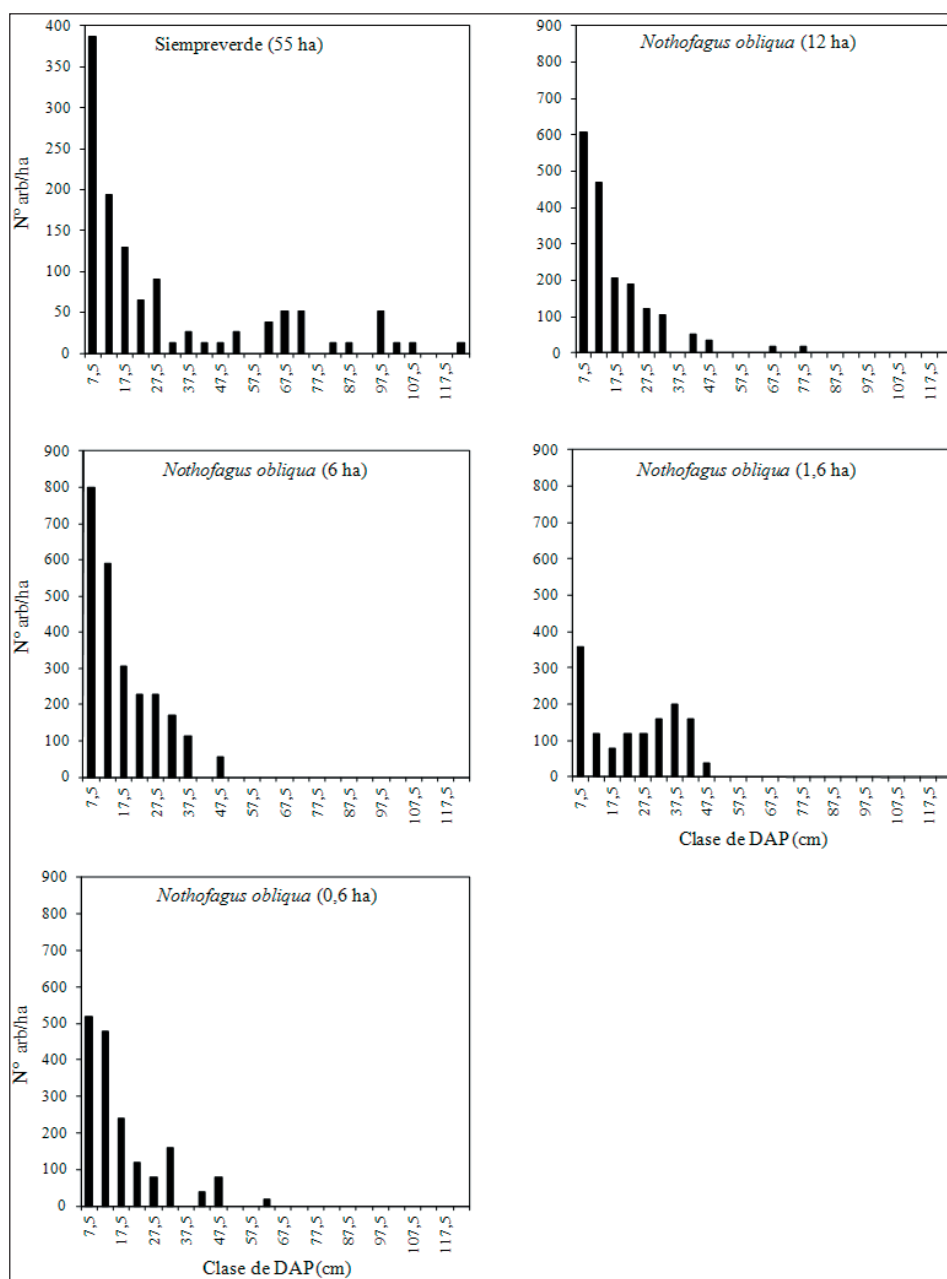


Fig. 3. Distribución de frecuencia de las especies arbóreas por clase de diámetros en cinco fragmentos de bosque nativo insertos en una matriz agroforestal en el sur de Chile.

L. (nótese que ésta es una especie introducida), *Polypodium feuillei* y *Serpilopsis caespitosa* (Gaudich.) C. Chr. El fragmento siempreverde mantuvo la mayor riqueza de ambos grupos de plantas con 19 especies, mientras que los fragmentos

de menor tamaño tuvieron una riqueza que varió en forma decreciente desde 16 a 10 especies entre el fragmento de 12 ha a 0,6 ha. Aunque cabe notar que el conjunto de fragmentos de bosques secundario presentó una riqueza total de 20 especies.

Tabla 2. Riqueza y composición florística de plantas trepadoras y epífitas vasculares en cinco fragmentos de bosque nativo insertos en una matriz agroforestal en el sur de Chile. S = bosque siempreverde, N = bosque secundario dominado por *Nothofagus obliqua*, RT = riqueza de trepadoras, REV = riqueza de epífitas vasculares, * Especie introducida, EZ = síndrome de dispersión endozoócora, A= síndrome de dispersión anemócora, M = dispersión múltiple, 1 = presencia de la especie

Especie	Familia	Tipo de bosque				
		S (55 ha)	N (12 ha)	N (6 ha)	N (1,6 ha)	N (0,6 ha)
Plantas trepadoras						
Boquila trifoliolata Decne.	Lardizabalaceae ^{EZ}	1	1	1	1	1
Cissus striata Ruiz & Pav.	Vitaceae ^{EZ}	1	1	1	1	1
Dioscorea brachybotrya Poepp.	Dioscoreaceae ^A				1	
Elytropus chilensis Müll.Arg.	Apocynaceae ^A	1		1		
Hedera helix L.*	Araliaceae ^{EZ}			1		
Hydrangea serratifolia F.Phil.	Hydrangeaceae ^M	1				
Lapageria rosea Ruiz & Pav.	Philesiaceae ^{EZ}	1	1	1	1	1
Luzuriaga radicans Ruiz & Pav.	Luzuriagaceae ^{EZ}	1	1	1	1	1
Mitraria coccinea Cav.	Gesneriaceae ^{EZ}	1	1		1	
9 especies, 9 familias	RT por fragmento	7	5	6	6	4
Epífitas vasculares						
Asplenium dareoides Desv.	Aspleniaceae ^A	1	1	1	1	1
Asplenium trilobum Cav.	Aspleniaceae ^A		1	1		1
Hymenoglossum cruentum (Cav.) K. Presl	Hymenophyllaceae ^A	1		1		
Hymenophyllum caudiculatum Mart. var. productum (K. Presl) C. Chr.	Hymenophyllaceae ^A	1	1			
Hymenophyllum dentatum Cav.	Hymenophyllaceae ^A	1	1	1	1	1
Hymenophyllum dicranotrichum (K. Presl) Hook. ex Sadeb.	Hymenophyllaceae ^A	1	1			
Hymenophyllum krauseanum Phil.	Hymenophyllaceae ^A	1	1	1	1	1
Hymenophyllum pectinatum Cav.	Hymenophyllaceae ^A	1	1	1		
Hymenophyllum plicatum Kaulf.	Hymenophyllaceae ^A	1	1	1	1	1
Hymenophyllum tortuosum Hook. et Grev.	Hymenophyllaceae ^A	1				
Hymenophyllum peltatum (Poiret) Desv.	Hymenophyllaceae ^A	1	1	1		
Polypodium feuillei Bertero	Polypodiaceae ^A		1	1	1	1
Pseudopanax laetevirens (Gay) Franch.	Araliaceae ^{EZ}	1				
Sarmienta scandens Pers.	Gesneriaceae ^{EZ}	1				
Serpillopsis caespitosa (Gaudich.) C. Chr. var. caespitosa	Hymenophyllaceae ^A		1	1		
15 especies, 5 familias	REV por fragmento	12	11	10	5	6
	Riqueza total de especies	19	16	16	11	10

La mayoría de las Angiospermae se caracterizaron por presentar dispersión endozoócora (i.e., ornitocoría), con excepción de *Dioscorea brachybotrya* Poepp. y *Elytropus chilensis* Müll.Arg. Estas últimas especies y el conjunto de Pteridophytas presentan dispersión fundamentalmente anemócora.

Diversidad de plantas trepadoras y epífitas entre fragmentos (diversidad beta)

En el fragmento siempreverde las especies más frecuentes fueron *Luzuriaga radicans* Ruiz & Pav. con una *fo* de 85 %, *Hymenophyllum krauseanum* Phil. con una *fo* de 35 % y *Mitraria coccinea* Cav. con una *fo* de 28 % (Fig. 4). En este fragmento también se encontraron especies con una *fo* inferior a 5 %, tal como ocurrió con *Hymenophyllum dentatum* Cav. y especies registradas sólo en una ocasión, como sucedió con *Hymenophyllum tortuosum* Hook. et Grev. e *Hymenophyllum peltatum* (Poiret) Desv., encontradas únicamente sobre un tronco en descomposición y tocón, respectivamente (Fig. 4).

En el grupo de fragmentos de bosque secundario dominados por *Nothofagus obliqua*, la trepadora *Luzuriaga radicans* tuvo una participación menor, con una *fo* que decreció con el tamaño del fragmento, desde 73 % a 19 % entre los bosques de 12 ha a 0,6 ha. En estos fragmentos, las especies más frecuentes fueron *Asplenium dareoides*, *Hymenophyllum plicatum* Kaulf, *Boquila trifoliolata* Decne. y *Cissus striata* Ruiz & Pav. (Fig. 4). Por su parte, las especies menos frecuentes con sólo un registro fueron *Hymenoglossum cruentum* (Cav.) K. Presl, encontrada sobre un tronco en descomposición e *Hymenophyllum caudiculatum* Mart. encontrada sobre un tocón (Fig. 4). Cabe notar que las trepadoras de frutos carnosos (más intolerantes a la sombra) presentaron una menor riqueza de especies en los fragmentos de *Nothofagus*, no obstante, mostraron mayores valores de *fo*.

De los resultados es posible verificar un recambio de frecuencias de las especies entre fragmentos en que, en general, la familia de helechos película *Hymenophyllaceae* logró una mayor *fo* en el fragmento siempreverde, mientras que las especies de trepadoras (e.g., *Cissus striata*) tendieron a incrementar su *fo* en el grupo de fragmentos de menor tamaño. Otras especies parecieron tener una amplitud ecológica mayor, verificándose su

presencia en todos los fragmentos, tal como ocurrió con *Luzuriaga radicans* (Fig. 4).

El índice de Jaccard entregó valores de similitud que variaron con el tamaño del fragmento, desde 38 % para la relación entre el fragmento de bosque siempreverde y el fragmento de *Nothofagus obliqua* más pequeño (55 ha y 0,6 ha), luego 68,4% para la relación entre los dos fragmentos de *Nothofagus obliqua* de tamaño medio (12 ha y 6 ha), a un máximo de 75%, entre los dos fragmentos más pequeños (1,6 ha y 0,6 ha). Como era de esperarse, el dendrograma de similitud florística (Fig. 5) ordenó los fragmentos en dos grandes unidades, uno formado sólo por el fragmento siempreverde y otro formado por el grupo de fragmentos de bosque dominados por *Nothofagus obliqua*. Dentro de este último grupo, los fragmentos de mayor tamaño (12 y 6 ha) se diferenciaron de los más pequeños (0,6 y 1,6 ha).

DISCUSIÓN

La riqueza del conjunto de plantas trepadoras y epífitas vasculares en los cinco fragmentos muestreados presentó un total de 24 especies. De éstas, 19 especies se encontraron en el bosque siempreverde mientras que los fragmentos de menor tamaño dominados por *Nothofagus obliqua* tuvieron una riqueza que varió en forma decreciente desde 16 a 10 especies. Estos cambios de diversidad también ocurren con las frecuencias de ocurrencias en donde la familia *Hymenophyllaceae* logró una mayor *fo* en el fragmento siempreverde (Fig. 4). Sin embargo, fue posible constatar que dos especies de helechos película más intolerantes a la sombra (*Hymenophyllum dentatum* e *H. plicatum*) aumentan su participación en el grupo de bosques dominados por *Nothofagus obliqua* (*fo* 12-53%) y, por su parte, disminuyen en el fragmento siempreverde (*fo* 4-7%). Ramírez *et al.* (1976) observaron este mismo patrón en *Hymenophyllum spp.*, concluyendo que *H. dentatum* e *H. plicatum* son más tolerantes a la desecación y comunes en las praderas con árboles aislados de la matriz.

Por otro lado, las especies de trepadoras tendieron a incrementar su *fo* en el grupo de fragmentos de menor tamaño (Fig. 4). Así por ejemplo, la trepadora *Cissus striata* tuvo una participación reducida en el bosque siempreverde

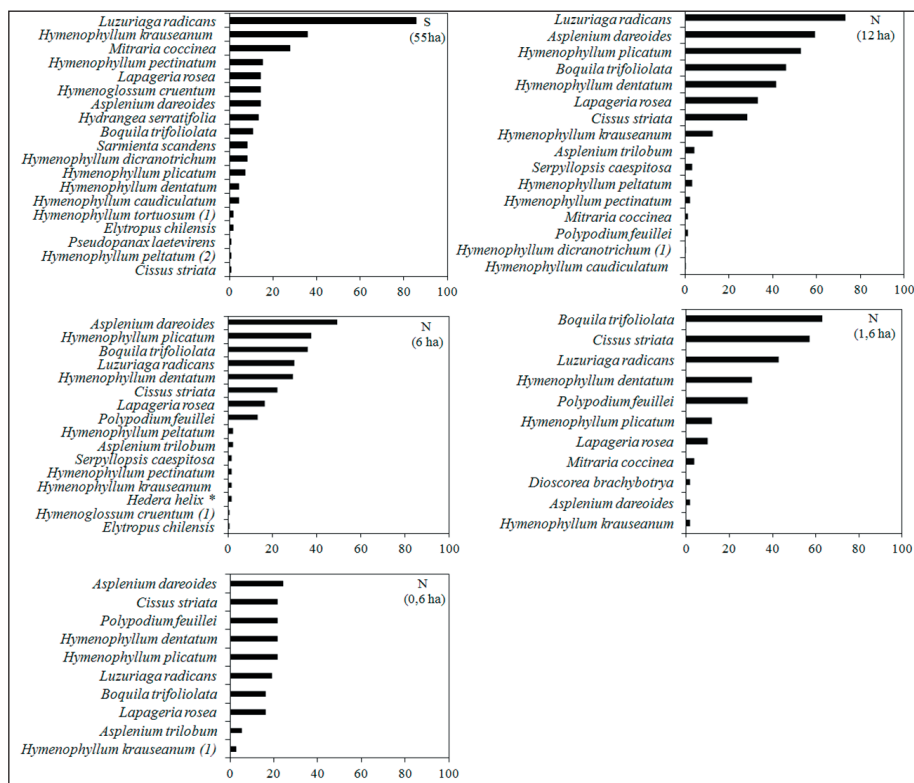


Fig. 4. Frecuencia de ocurrencia (%) de especies de plantas trepadoras y epífitas vasculares en cinco fragmentos de bosque nativo insertos en una matriz agroforestal en el sur de Chile. S = bosque siempreverde, N = bosque secundario dominado por *Nothofagus obliqua*. * especie introducida, (1) especie creciendo exclusivamente sobre tronco en descomposición, (2) especie creciendo exclusivamente sobre tocón.

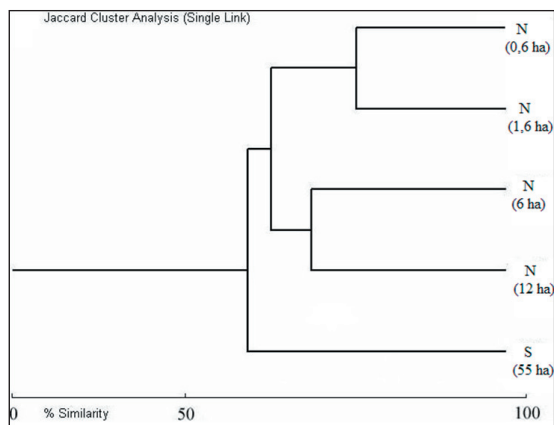


Fig. 5. Dendrograma de similitud florística (plantas trepadoras y epífitas vasculares) entre los cinco fragmentos muestreados utilizando el índice de Jaccard. S = bosque siempreverde, N = bosque secundario dominado por *Nothofagus obliqua*.

(menor a 5 %); sin embargo, en los fragmentos secundarios dominados por *Nothofagus obliqua* logra una participación notablemente superior (entre 20 % y 58 %). Este incremento en *fo* puede relacionarse con las variaciones en los niveles de luminosidad al interior de los bosques y la mayor intolerancia a la sombra de las trepadoras. No obstante, las estrategias ecológicas de este grupo de plantas deben estudiarse a nivel de especie puesto que presentan niveles diferenciados de tolerancia a la sombra (Carrasco-Urra & Gianoli, 2009; Gianoli *et al.*, 2010). En este sentido, otras especies parecieron tener una amplitud ecológica mayor, verificándose su presencia en todos los fragmentos, tal como ocurrió con *Luzuriaga radicans* (Fig. 4).

La relación entre el tipo de bosque y el síndrome de dispersión mostró que el fragmento siempreverde mantuvo una riqueza mayor de especies de frutos carnosos (endozocoría) con baja frecuencia

de ocurrencia. Contrariamente, los fragmentos dominados por *Nothofagus obliqua* mostraron menor riqueza de especies con dispersión por endozoocoría y mayor frecuencia de ocurrencia. Estas diferencias pueden relacionarse con los requerimientos de germinación de las semillas, la posible variación de la comunidad de aves asociada a estos bosques (Armesto & Rozzi, 1989; Figueroa, 2003) y como se mencionó antes, los diferentes grados de intolerancia a la sombra de las plantas trepadoras. Cabe notar que las cinco especies encontradas únicamente en los bosques de *Nothofagus obliqua* presentan dispersión anemócora, mientras que dos de las cuatro especies encontradas únicamente en el bosque siempreverde tienen dispersión endozoócora.

En este contexto, investigaciones que relacionen la diversidad de trepadoras y epífitas en bosque primarios y secundarios o en diferentes estructuras de hábitat (diversidad beta) son escasas y normalmente sólo han considerado un grupo de especies dentro de bosques continuos. Aquí es posible mencionar el trabajo de Woda *et al.* (2006) donde se compara un bosque primario siempreverde y dos bosques secundarios pertenecientes a dos comunidades forestales (siempreverde y Alerce [*Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnst.]), los autores encontraron que los bosques secundarios (en conjunto) mantienen una mayor riqueza de plantas trepadoras que el bosque primario, pero la mayor abundancia ocurre en el bosque primario. Por su parte Gianoli *et al.* (2010), en un bosque siempreverde, compararon claros de bosque, bosque secundario y bosque primario, concluyendo que la riqueza y abundancia de estas especies no varió significativamente entre los tres tipos de hábitats. A escala regional, Godoy *et al.* (1981), estudiaron la relación entre la flora Pteridophyta (incluyendo helechos epífitos) y las asociaciones boscosas en las actuales regiones de los Ríos y de Los Lagos, concluyendo que cada asociación boscosa tiene una flora de helechos propia y característica.

La mayoría de los estudios que incluyen ambos grupos de plantas (epífitas y trepadoras) se han efectuados en bosques primarios o en un sólo tipo de comunidad forestal (diversidad alfa), encontrando valores de riqueza que varían entre 15 a 25 especies (ver Pincheira-Ulbrich, 2011). Por ejemplo, Clement *et al.* (2001) registraron 25 especies, Muñoz *et al.* (2003) documentaron

20 especies y Díaz *et al.* (2010) encontraron 15 y 16 especies. Si bien estos estudios no son directamente comparables con el que aquí se presenta (fundamentalmente por diferencias en el diseño de muestreo), permiten constatar los cambios de diversidad con los distintos tipos de estructura de bosque. Así por ejemplo, Clement *et al.* (2001) y Díaz *et al.* (2010), concluyen que la alta riqueza concentrada en los pocos árboles que ellos estudiaron (siete y tres árboles respectivamente) fue producto de la compleja arquitectura de la copa y su longevidad.

Considerando la composición florística de las epífitas vasculares en bosque primarios, esta muestra un recambio moderado entre este estudio (bosque siempreverde) y los trabajos de Clement *et al.* (2001), Muñoz *et al.* (2003) y Díaz *et al.* (2010), donde seis especies fueron comunes a todos los sitios: *Hymenoglossum cruentum*, *Hymenophyllum caudiculatum*, *H. dentatum*, *H. dicranotrichum*, *H. pectinatum* y *Sarmienta scandens*. Algo diferente ocurre con el trabajo de San Martín *et al.* (2008), donde sólo tres especies fueron comunes a los estudios antes mencionados (incluyendo éste). Esto puede atribuirse a las diferencias en la comunidad arbórea dominante y a la localización geográfica más septentrional en el bosque templado de este último estudio.

Con relación a las plantas trepadoras, los estudios realizados por Clement *et al.* (2001) y Muñoz *et al.* (2003) muestran una total similitud entre sí en cuanto a composición florística (n = 6 especies), situación que se diferencia marcadamente al compararse con este estudio, ya que de las nueve plantas trepadoras encontradas aquí ocho de éstas están ausentes en las dos investigaciones antes mencionadas. Por su parte, el estudio de Díaz *et al.* (2010) efectuado en dos sitios de la Isla de Chiloé, muestra un número menor de especies (una y tres especies respectivamente), con una similitud florística casi completa con los estudios de Clement *et al.* (2001) y Muñoz *et al.* (2003) (geográficamente más cercanos entre sí). Cabe notar que la mayor diferencia ocurre en el sitio localizado más al sur (Parque Nacional Chiloé) en el estudio de Díaz *et al.* (2010), donde sólo aparece *Hydrangea serratifolia*.

La similitud florística entre las investigaciones mencionados, puede ser explicada por la mayor continuidad y antigüedad de los bosques estudiados

por los autores (bosques primarios), con baja intervención antrópica y, por tanto, con mayor presencia de especies tolerantes a la sombra. Por ejemplo, en zonas tropicales se ha demostrado que el recambio de especies entre bosques primarios y secundarios es alto (Flores-Palacios & García-Franco, 2008), mientras que en bosques primarios continuos la diversidad beta de especies entre hábitats tiende a ser menor (Burnham, 2004).

La variable temporal parece ser importante en los cambios de diversidad, sin embargo el tiempo sucesional tiene una estrecha relación con la complejidad estructural de ecosistemas poco intervenidos, por ello estudios que puedan desarrollarse en un único tipo o comunidad forestal en diferentes estados de sucesión, podrían brindar de manera más precisa la cuantificación de estos cambios (e.g., Gianoli *et al.*, 2010). Al respecto, considerando únicamente los fragmentos secundarios dominados por *Nothofagus obliqua*, los resultados de este estudio mostraron que la comunidad de epífitas y trepadoras es variable en riqueza y *fo* entre los fragmentos, lo cual puede atribuirse a las diferencias de estructura del hábitat (e.g., DMC, área basal, y composición de especies arbóreas en los estratos jóvenes). Estas diferencias se acentúan cuando se compara el grupo de fragmentos secundarios con el bosque siempreverde, caracterizado por una organización espacial más compleja (en términos de especies arbóreas, distribución de clases de diámetros y estratificación vertical). Precisamente, los primeros se encontrarían en una etapa seral inicial de una sucesión ecológica, mientras que el segundo se encontraría en una etapa intermedia-avanzada, que teóricamente debería llegar a una etapa posterior de especies tolerantes a la sombra (Veblen, 1985; Donoso, 1993; Aravena *et al.*, 2002). No obstante, para una comparación más adecuada entre ambos tipos de bosque debe ponderarse el efecto de la intervención antrópica sobre los niveles de diversidad de las especies.

La importancia de la estructura se evidencia en los patrones de uso del hábitat estudiados en algunas investigaciones recientes efectuadas en Chile, en donde se argumenta que la distribución de trepadoras y epífitas se relacionaría con: (1) el grado de selectividad por las especies forófitas (Muñoz *et al.*, 2003), (2) la dinámica de claros, que afectaría la abundancia de las plantas trepadoras

(Gianoli *et al.*, 2010), (3) el diámetro de los árboles forófitos (Muñoz *et al.*, 2003, Carrasco-Urra & Gianoli 2009), (4) los diferentes tipos de rugosidad de la corteza (Woda *et al.*, 2006; San Martín *et al.*, 2008; Parra *et al.*, 2009), y (5) la presencia de troncos en descomposición o restos de árboles en el piso del bosque (este estudio). Estos hallazgos permiten demostrar que la estructura del bosque es una variable compleja que determinaría los cambios de diversidad de las plantas trepadoras y epífitas, particularmente a escala local, puesto que interactúa fundamentalmente con la dinámica de humedad y luz al interior del bosque (Baars *et al.*, 1998; Dewalt *et al.*, 2000; Barthlott *et al.*, 2001; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2002; Parra *et al.*, 2009; Gianoli *et al.*, 2010; Reyes *et al.*, 2010). Sin embargo, aún continúa la discusión acerca de cuáles son los factores que determinarían la distribución y abundancia de estas especies a escala local, y se desconocen los patrones biogeográficos en el paisaje o a escala regional (Pincheira-Ulbrich, 2011).

Con respecto al tamaño de fragmento se considera que su reducción puede tener una consecuente disminución en la riqueza de especies de epífitas, puesto que los fragmentos de menor tamaño son más susceptibles a los cambios ambientales que los grandes fragmentos y en consecuencia las epífitas serían más susceptibles a extinciones locales (e.g., *Hymenoglossum cruentum*). En cambio, a diferencia de las epífitas vasculares, algunas plantas trepadoras parecen responder positivamente a la alteración de estos ecosistemas (e.g., *Cissus striata*, *Boquila trifoliolata*), como se ha demostrado en bosques templados de Estados Unidos (Londré & Schnitzer, 2006) y en bosques semitropicales en Argentina (Malizia & Grau, 2008). El efecto del área ha sido estudiado por varios autores y parece ser un factor importante que influye en los cambios de diversidad de plantas vasculares tal como se ha demostrado recientemente para especies de árboles y arbustos en bosques templados del sur de Chile (Echeverría *et al.*, 2007; Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2009).

En este escenario, ante un eventual uso extractivo o incremento del proceso de fragmentación de estos ecosistemas, el impacto sería mayor sobre epífitas vasculares, debido al aumento en la entrada de luz y a cambios en la estructura del bosque que conllevarían a fluctuaciones de temperatura, humedad y viento, lo que finalmente influiría en la

reducción en su biodiversidad, principalmente de las especies de Hymenophyllaceae.

Finalmente, al momento de establecer criterios para diseñar una red de áreas protegidas para la conservación de epífitas y plantas trepadoras a escala geográfica local, por ejemplo en predios forestales, espacios degradados o de uso agrícola, es importante considerar el estado de sucesión, la estructura y el tamaño de los fragmentos de bosque.

CONCLUSIONES

Se registra una alta riqueza de especies en el conjunto de fragmentos estudiados donde los helechos película (Hymenophyllaceae) son el grupo mejor representado ($n=10$). El fragmento siempreverde mantiene la mayor riqueza con 19 especies mientras que el conjunto de fragmentos dominados por *Nothofagus obliqua* presenta una riqueza que varía entre 16 a 10 especies.

Se constatan niveles importantes de recambio de especies (diversidad beta) y de frecuencias de ocurrencias (f_o) entre fragmentos identificándose especies que sólo crecen en el bosque siempreverde mientras que otras se asocian sólo a los fragmentos de bosque dominados por *Nothofagus obliqua*.

El muestreo de troncos en descomposición y tocones es relevante puesto que en estos sustratos se registran especies no encontradas en los primeros metros del fuste.

Se observan diferencias importantes en la composición de especies forófitas, y clases de distribución de diámetros entre el bosque siempreverde y los fragmentos de bosque secundarios dominados por *Nothofagus obliqua*, lo que puede explicar los cambios de diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares por efecto de los cambios en la estructura del bosque.

AGRADECIMIENTOS

Al Programa de Investigación Biológica y Ambiental (Programa IBAM) y a Eduardo Briones, por su apoyo en terreno. A la empresa forestal Anchile quienes nos dieron facilidades para realizar este estudio. A la Dra. Roxana Ginocchio y Dra. Estela Raffaele por la revisión crítica de este manuscrito; igualmente a un revisor

anónimo por su generosa contribución. Al equipo del proyecto 75/2011 (financiada por el Fondo de Investigación del Bosque Nativo-CONAF), quienes amablemente colaboraron con valiosa bibliografía. Esta investigación se efectuó en el marco del programa de Magister en Ciencias de la Universidad de Los Lagos (Chile), y contó con el apoyo de la Dirección General de Investigación y Postgrado de la Universidad Católica de Temuco, proyecto CD 2010-01.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, A., R. GUEVARA, M. GARCIA & J. LÓPEZ. 2010. Fate of epiphytes on phorophytes with different architectural characteristics along the perturbation gradient of Sabal mexicana forests in Veracruz, Mexico. *J. Veget. Sci.* 21: 6-15.
- ARMESTO, J., & R. ROZZI. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *J. Biogeogr.* 16: 219-226.
- ARAVENA, J., R. MARTÍN, C. PÉREZ & J. ARMESTO. 2002. Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence in northern Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena Hist. Nat.* 75: 339-360.
- ARÉVALO, R. & J. BETANCUR. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector sur oriental de la serranía de Chiribiquete, Guayana, Colombia. *Caldasia* 26: 359-380.
- ARROYO, M., L. CAVIERES, A. PEÑALOZA, M. RIVEROS & A. FAGGI. 1996. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En: Armesto, J., Villagrán, C., & M. Arroyo (eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*, pp. 71-99. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- BAARS, R., D. KELLY & A. SPARROW. 1998. Liane distribution within native forest remnants in two regions of the south island, New Zealand. *New Zeal. J. Ecol.* 22: 71-85.
- BALCÁZAR-VARGAS, M., M. PEÑUELA-MORA, T. VAN ANDEL & P. ZUIDEMA. 2012. The quest for a suitable host: size distributions of host trees and secondary hemiepiphytes search strategy. *Biotropica* 44: 19-26.
- BARTHOLOTT, W., V. SCHIMTH-NEUERBURG & J. NIEDER, S. ENGWALD. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecol.* 152: 145-156.

- BENAVIDES, A., J. WOLF & J. DUIVENVOORDEN. 2006. Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. *J. Trop. Ecol.* 22: 705-717.
- BENZING, D. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- BIERREGAARD, R., T. LOVEJOY, V. KAPO, A. DOS SANTOS & R. HUTCHINGS. 1992. The biological dynamic of tropical rainforest fragments: a prospective comparison of fragments and continuous forest. *Bioscience* 42: 859-866.
- BROWER, J., J. ZAR & C. VON ENDE. 1990. *Field and laboratory methods for general ecology*. Brown Publ., Dubuque.
- BURNHAM, R. 2004. Alpha and beta diversity of Lianas in Yasuní, Ecuador. *Forest Ecol. Manag.* 190: 43-55.
- CARDELÚS, C., R. COLWELL & J. WATKINS. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *J. Ecol.* 94: 144-196.
- CARRASCO-URRA, F. & E. GIANOLI. 2009. Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability. *J. Veget. Sci.* 20: 1155-1162.
- CLEMENT, J., M. MOFFETT, D. SHAW, A. LARA, D. ALARCON, & O. LARRAIN. 2001. Crown structure and biodiversity in *Fitzroya cupressoides*, the giant conifers of Alerce Andino National Park, Chile. *Selbyana* 22: 76-88.
- COLWELL, R., C. MAO & J. CHANG. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- COLWELL, R. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. URL: www.purl.oclc.org/estimates Revisión 06 de marzo, 2012.
- DEWALT, S., S. SCHNITZER & J. DENSLOW. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *J. Trop. Ecol.* 16: 1-19.
- DÍAZ, I., K. SIEVING, M. PEÑA-FOXON, J. LARRAÍN & J. ARMESTO. 2010. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecol. Manag.* 259: 1490-1501.
- DI CASTRI, F. & E. HAJEK. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Editorial Universidad Católica de Chile, Santiago.
- DONOSO, C. 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina*. Tercera edición. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- ECHEVERRÍA, C., A. NEWTON, A. LARA, J. REY BENAYAS & D. COOMES. 2007. Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 426-439.
- ECHEVERRÍA, C., D. COOMES, J. SALAS, J. REY BENAYAS, A. LARA & A. NEWTON. 2006. Rapid fragmentation and deforestation of Chilean temperate forests. *Biol. Conserv.* 130: 481-494.
- FIGUEROA, J. 2003. Seed germination in temperate rain forest species of southern Chile: chilling and gap-dependency germination. *Plant Ecol.* 166: 227-240.
- FLORES-PALACIOS, A. & J. GARCÍA-FRANCO. 2008. Hábitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiv. Conserv.* 17: 191-207.
- GIANOLI, E., A. SALDAÑA, M. JIMÉNEZ-CASTILLO & F. VALLADARES. 2010. Distribution and abundance of vines along the light gradient in a southern temperate rain forest. *J. Veget. Sci.* 21: 66-73.
- GODOY, R., C. RAMÍREZ, A. FIGUEROA & E. HAUENSTEIN. 1981. Estudios ecosociológicos en pteridofitos de comunidades boscosas valdivianas, Chile. *Bosque* 4: 12-24.
- GREZ, A., R. BUSTAMANTE, J. SIMONETTI & L. FAHRIG. 1998. Landscape ecology, deforestation, and forest fragmentation: the case of the rui forest in Chile. En: Salinas-Chaves, E. & Middleton, J. (eds.), *La ecología del paisaje como base para el desarrollo sustentable en América latina / Landscape ecology as a tool for sustainable development in Latin america*. Libro electrónico. URL: <http://www.conservacion.cl/Quienes/JAS/084.pdf> Revisión 07 de julio, 2012.
- GÜNCKEL, H. 1983. *Helechos de Chile*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago.
- HOBBS, R. & L. HUENNEKE. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implication for conservation. *Conserv. Biol.* 6: 324-337.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. & M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2002. Landscape variation of liana communities in a neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 160: 91-112.
- JANA-PRADO, R., J. CELIS-DÍEZ, A. GUTIÉRREZ, C. CORNELIUS & J. ARMESTO. 2006. Diversidad en bosques fragmentados de Chiloé ¿Son todos los fragmentos iguales? En: Grez, A., Simonetti, J., & R. Bustamante (eds.), *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas: Programa Interdisciplinario de Estudios en Biodiversidad*. pp. 159-190. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- JIMÉNEZ-CASTILLO, M., S. WISER & C. LUSK. 2007. Elevation parallels of latitudinal variation in the proportion of lianas in woody floras. *J. Biogeogr.* 34: 163-168.
- KOKOU, K. & G. CABALLÉ. 2005. Climbers in forest fragments in Togo. In: Bongor, F., Parren, M., & D. Traoré (eds.), *Forest climbing plants of west Africa*:

- diversity, ecology and management*, pp 288. CABI Publishing, UK.
- KÖSTER, N., K. FRIEDRICH, J. NIEDER & W. BARTHLOTT. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conserv. Biol.* 23: 911-919.
- KREFT, H., N. KÖSTE, W. KÜPER, J. NIEDER & W. BARTHLOTT. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuni, Ecuador. *J. Biogeogr.* 31: 1463-1476.
- LONDRE, R. & S. SCHNITZER. 2006. The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology* 87: 2973-2978.
- LUEBERT, F. & P. PLISCOFF. 2005. Bioclimas de la Cordillera de la Costa del centro-sur de Chile. En: Smith-Ramírez, C., Armesto, J., & C. Valdovinos (eds.), *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*, pp. 60-73. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- MALIZIA, A. & R. GRAU. 2008. Landscape context and microenvironment influences on liana communities within treefall gaps. *J. Veget. Sci.* 19: 597-604.
- MARTICORENA, C. & R. RODRÍGUEZ. 1995. *Flora de Chile. Vol I Pteridophyta-Gymnospermae*. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- MARTICORENA, A., D. ALARCÓN, L. ABELLO Y C. ATALA. 2010. *Plantas trepadoras, epífitas y parásitas nativas de Chile. Guía de Campo*. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile.
- MARTÍNEZ, O. 1985. *Plantas trepadoras del bosque chileno*. Ed. Alborada, Valdivia, Chile.
- METCALFE, D. 2005. *Hedera helix* L. *J. Ecol.* 93: 632-648.
- MCALLECE, N., P. LAMBSHEAD, G. PATERSON & J. CAGE. 1997. *Biodiversity Professional* (V.2.0). Natural History Museum and Scottish Association for Marine Science. URL: <http://www.smi.ac.uk/peter-lamont/biodiversity-pro?searchterm=Biodiversity+Professional> Revisión 07 de julio, 2012.
- MUÑOZ, A., P. CHACON, F. PEREZ, E. BARNERT & J. ARMESTO. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Austral. J. Bot.* 51: 381-391.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 58-62.
- NABE-NIELSEN, J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a Neotropical rain forest, Yasuni National Park, Ecuador. *J. Trop. Ecol.* 17:1-19.
- PAGE, C. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Rev. Paleobot. Palynol.* 19:1-33.
- PARRA, M., K. ACUÑA, L. CORCUERA & A. SALDAÑA. 2009. Vertical distribution of Hymenophyllaceae species among host tree microhabitats in a temperate rain forest in Southern Chile. *J. Veget. Sci.* 20: 588-595.
- PHILLIPS, O., R. VÁSQUEZ, L. ARROYO, T. BAKER, T. KILLEEN, S. LEWIS, Y. MALHI, A. MONTEAGUDO, D. NEILL, P. NÚÑEZ, M. ALEXIADES, C. CERÓN, A. DI FIORE, T. ERWIN, A. JARDIM, W. PALACIOS, M. SALDIAS & B. VINCETI. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770-774.
- PINCHEIRA-ULBRICH J. 2011. Patrones de diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares en el bosque lluvioso valdiviano de Sudamérica: Una síntesis entre los años 2000 y 2010. *Phyton* 80: 9-18.
- PINCHEIRA-ULBRICH, J., J. R. RAU & E. HAUENSTEIN. 2008. Diversidad de árboles y arbustos en fragmentos de bosque nativo en el sur de Chile. *Phyton* 77: 221-227.
- PINCHEIRA-ULBRICH, J., J. R. RAU & F. PEÑA-CORTÉS. 2009. Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Phyton* 78: 121-128.
- PRODAN, M., R. PETERS, F. COX, & P. REAL. 1997. Mensura forestal. Serie Investigación y Educación en Desarrollo Sostenible. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA), San José, Costa Rica.
- PUTZ, F., & H. MOONEY 2009. The biology of vines. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- RAMÍREZ, C., L. STEUBING & M. ALBERDI. 1976. La familia Hymenophyllaceae (Pteridophyta) en el fundo San Martín, Valdivia-Chile I.- Taxonomía y ecología. *Medio Ambiente* 2: 21-28.
- RAU, J., A. GANTZ, L. MONTENEGRO, A. APARICIO, P. VARGAS-ALMONACID, M. CASANUEVA, J. STUARDO & J. CRESPO. 2006. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad de aves terrestres y acuáticas, árboles y micromoluscos terrestres del centro-sur de Chile. En: Grez, A., Simonetti, J., & R. Bustamante (eds.), *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas: Programa Interdisciplinario de Estudios en Biodiversidad*, pp. 143-156. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- RODRÍGUEZ, R., ALARCÓN, D., & J. ESPEJO. 2009. *Helechos nativos del centro y sur de Chile. Guía de campo*. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile.
- REYES, F., S. ZANETTI, A. ESPINOSA & M. ALVEAR. 2010. Biochemical properties in vascular epiphytes substrate from a temperate forest of Chile. *R. C. Suelo Nutr. Veg.* 10: 126-138.
- SAN MARTÍN, J., A. ESPINOSA, S. ZANETTI, E.

- HAUENSTEIN, N. OJEDA & C. ARRAIGA. 2008. Composición y estructura de la vegetación epífita vascular en un bosque primario de Olivillo (*Aextoxicom punctatum* R. et P.) en el sur de Chile. *Ecol. Austral* 18: 1-11.
- SCHNITZER, S. & F. BONGERS. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends Ecol. Evol.* 17: 223-230.
- SCHNITZER, S. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *Amer. Nat.* 166: 262-276.
- SIMONETTI, J., A. GREZ & R. BUSTAMANTE. 2006. Interacciones y procesos en el bosque maulino fragmentado. En: Grez, A., J. Simonetti & R. Bustamante (eds.), *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas: Programa Interdisciplinario de Estudios en Biodiversidad*. pp. 99-114. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- STRASBURGER, E., F. NOLL, H. SCHENK & A. SCHIMPER. 1994. *Tratado de Botánica*. Octava edición al español. Editorial Omega, Barcelona.
- THE INTERNATIONAL PLANT NAMES INDEX (2008). Published on the Internet <http://www.ipni.org/> Revisión 06 de marzo, 2012.
- VEBLEN, T. 1985. Stand dynamics in Chilean Nothofagus Forest. In Pickett, S., & P. White eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. 35-51. Academic Press, New York.
- VITA, A. 1978. Los Tratamientos Silviculturales. Facultad de Ciencias Forestales. 1ª Ed. Universidad de Chile, Santiago.
- WERNER, F. & R. GRADSTEIN. 2008. Seedling establishment of vascular epiphytes on isolated and enclosed forest trees in an Andean landscape, Ecuador. *Biodiv. Conserv.* 17: 3195-3207.
- WODA, C., A. HUBER & A. DOHRENBUSCH. 2006. Vegetación epífita y captación de neblina en bosques siempreverdes en la Cordillera Pelada, sur de Chile. *Bosque* 27: 231-240.

Recibido el 12 de marzo de 2012, aceptado el 14 de Agosto de 2012.